

СТАНОВЛЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА
СРЕДИ EUGLENOIDINA
(FLAGELLATA) — ПАРАЗИТОВ COPEPODA

В. К. Михайлов

Институт паразитологии Польской Академии наук, Варшава

Рассмотрены отдельные этапы приспособления к паразитизму среди *Euglenoidina*, паразитирующих в *Copepoda*, главным образом на паразитах, которые в начальной фазе паразитического звена цикла проникают в яйца хозяина. Отмечены также явления временно облигатного паразитизма (как переходного звена) к постоянному облигатному паразитизму. Обсуждено понятие онтогенетической специфичности паразитов. Паразитирование, не приводящее к гибели личинок хозяев и затягивающееся до периода после их размножения, рассматривается как завершение известного этапа в эволюции развития от зоофагии к паразитизму.

В настоящее время известно почти 100 видов *Euglenoidina* — паразитов *Copepoda*. Среди них наблюдается большое разнообразие таких жизненных явлений, как специфичность (Михайлов, 1969), длительность и ход цикла развития, способы размножения (палинтомия, синтомия, их чередование), приспособление, помогающее овладевать хозяином, приспособления, с помощью которых паразиты покидают останки хозяина после его использования и т. д. (Михайлов, 1968). Анализ совокупности этих явлений позволяет высказать известные, как нам кажется, обоснованные предположения относительно становления паразитизма и хода его эволюции в пределах этой группы простейших и по отношению к определенным хозяевам, каковыми являются *Copepoda*. При этом необходимо прежде всего отметить полигенизм происхождения среди этих *Euglenoidina*. Одни из них, а именно почти все представители рода *Astasia*, становятся паразитами в результате заглатывания их хозяевами временно свободноживущих в течение цикла развития жгутиковых форм. Этот факт позволяет предположить, что такой же путь становления паразитизма, наблюдающийся сейчас в онтогенезе, эволюционно привел в филогенезе к образованию систем *Astasia*—*Copepoda*.

Второй путь современного перехода в течение онтогенетического развития к его паразитической фазе состоит в активном вторжении жгутиковых форм в отложенные хозяином яйца путем прободения их еще мягкой оболочки. Этот путь перехода, часто наблюдаемый в онтогенезе, позволяет предположить, что и в филогенезе он имел решающее значение. Среди представителей рода *Astasia* (паразитов кишечника *Copepoda*) наблюдается известная уравновешенность явлений паразитизма, несмотря на изменчивость специфичности паразитологических систем, изменчивость течения циклов развития паразитов и т. д. Единственный эволюционный скачок наблюдается у *Astasia coelomae* Mich. — вида, приспособляющегося к переходу из кишечника хозяина в полость его тела, что затем приводит к гибели циклопа (Михайлов, 1969). Трудно сейчас определить, не имея сведений о возможно существующих других видах с аналогичным циклом развития, какая форма паразитирования видов *Astasia* — кишечная или кишечечно-целомная является более древней. Однако легче можно предста-

вить себе возникновение второй из первой, как это происходит сейчас в онтогенезе в пределах отдельных жизненных циклов.

Иную гораздо более сложную картину мы наблюдаем у тех представителей *Euglenoidina*, у которых паразитическое или же герминативно-трофическое звено цикла начинается с проникновения свободной жгутиковой формы в свежее отложенное яйцо хозяина. Эту картину мы и постараемся представить в общих чертах в дальнейшем изложении. При этом необходимо будет учитывать полифилетический характер описываемых явлений, которые часто, как бы в гомологическом порядке, разыгрываются параллельно в пределах совершенно различных родов или даже семейств *Euglenoidina* (Michajlow, 1968a). В целом среди *Euglenoidina*, овладевающих яйцами хозяев в начальном этапе паразитирования, наблюдается резко вырисовывающаяся градация явлений паразитизма.

Прежде всего следует отметить факт существования среди ряда видов временно облигатного паразитизма, проявляющегося в том, что свободно-живущие в течение нескольких поколений формы затем вымирают, если не пройдут одного цикла развития с участием паразитического звена. Это явление довольно распространенное среди видов рода *Dinema*, где временно облигатными паразитами являются *D. agile* Mich., *D. mazurienne* Mich. (Michajlow, 1970), *D. semiparasiticum* Mich., (Michajlow, 1970a), но оно наблюдается у *Nauplicola lituanicus* Mich. (Michajlow, 1970b).

Все остальные виды, кроме перечисленных, являются паразитами, облигатными, их жгутиковые формы неспособны к размножению в воде и погибают, если не проникнут в течение нескольких дней в яйца хозяина. Мы, следовательно, наблюдаем в этом случае, как бы известный решающий этап становления облигатного паразитизма с определенным переходным звеном, каким является паразитизм временно-облигатного порядка.


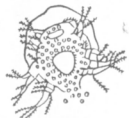
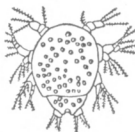
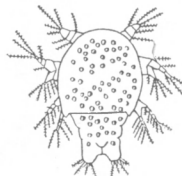


Известная часть видов *Euglenoidina* — паразиты яиц *Copepoda*. Это значит, что паразитическое звено их цикла протекает целиком в яйце, где они питаются, растут и размножаются, приводя к полному разрушению яйца. Среди этих видов наблюдается явление специфичности, существование специальных приспособлений, служащих для покидания оболочек использованного яйца (Михайлов, 1967). Эти явления представлены схематически на прилагаемой таблице в сопоставлении с другими, рассматриваемыми в сравнительном порядке.

Следует отметить, что у части видов, принадлежащих к различным родам, как *Parastasiella ovorum* Mich., и 7 других видов этого рода, *Anisonema parasiticum* Mich., *Dinema italicum* Mich. и других 9 видов рода *Dinema*, *Mononema ovorum* Mich., и 2 другие вида этого же рода, *Paradinemula polonica* Mich., паразиты используют и разрушают яйца в период времени почти равный тому, за который в здоровых яйцах образуются покидающие их личинки. Однако у *Parastasiella tardiva* Mich. паразиты начинают покидать яйца хозяина на 8—10-й день и этот процесс затягивается до 15 дней, причем в части яиц паразиты гибнут, вероятно, вследствие невозможности разрушить их оболочки. Это явление можно рассматривать как указание на существование эволюционного этапа паразитизма, когда преуспевает только часть популяции простейших в силу каких-то их индивидуальных свойств.

Паразитизм в яйцах циклопов, у которого, как мы видели, наблюдается известная градация, близок скорее к зоофагии, так как у него отсутствует эволюционно выработанная тенденция к «сохранению» хозяина как вида, что в какой-то степени свойственно вполне выраженному паразитизму. Паразиты яиц уничтожают значительную часть потомства определенной популяции хозяина до вылупления его личинок из яйца.

Как бы дальнейшим шагом в развитии паразитизма является то, что мы наблюдаем у *Nauplicola austriacus* Mich.; их паразитизм частично приводит к гибели яиц, которых затем паразиты покидают. Но в части зараженных яиц все же происходит развитие зародышей, и из них вылупляются вполне сформированные личинки, однако они наполнены паразитами и гибнут сразу же после выхода из яйца, а часто гибнут еще до этого.

Отдельные этапы и эволюция приспособления к паразитизму у *Euglenoidina*

Роды <i>Euglenoidina</i>	Цикл развития <i>Copepoda</i>					
						
	<i>Ovum</i>	<i>Ortonauplius</i>	<i>Metanauplius</i> I, II	<i>Metanauplius</i> III—V	<i>Copepodit</i>	<i>Adultus</i>
<i>Parastasiella</i>	<i>P. ovorum</i> и 7 видов	—	<i>P. naupliorum</i>	—	—	—
<i>Anisonema</i>	<i>A. parasiticum</i>	—	<i>A. naupliorum</i>	—	—	—
<i>Dinema</i>	<i>D. italicum</i> и 9 видов	—	<i>D. naupliorum</i> и 5 видов	<i>D. trakayense</i> и 2 вида	<i>D. semiparasiticum</i>	<i>D. cyclopis</i> и 2 вида
<i>Mononema</i>	<i>M. ovorum</i> и 2 вида	—	<i>M. rostratum</i> и 2 вида	—	—	—
<i>Paradinemula</i>	<i>P. polonica</i>	—	<i>P. moraviensis</i>	—	<i>P. ocelli</i>	—
<i>Embrycola</i>	—	—	—	<i>E. ocelli</i>	<i>E. ovatus</i>	—
<i>Naupliicola</i>	—	<i>N. truncans</i> и 5 видов	<i>N. snagovensis</i> и 17 видов	<i>N. fusiformis</i> и 9 видов	<i>N. copepoditis</i> и 5 видов	<i>N. cyclopis</i> и 3 вида

Наблюдая эту картину, часто хочется рассматривать вылупление нежизнеспособных личинок как приспособление паразитов к выходу из оболочек яйца, тем более, что нежные покровы мертвых личинок ими очень легко разрушаются.

Многие виды паразитов не останавливают процессов эмбриогенеза в яйце хозяина. Они, однако, размножаются в формирующихся личинках и сразу же после их вылупления вызывают их гибель. Таковы *Naupliicola truncans* Mich. и еще 5 видов этого рода. К этим видам тоже применимы высказанные выше соображения.

Следующим этапом в направлении овладения хозяином и становления систем «паразит—хозяин» является задержка размножения паразитов в яйце хозяина и развивающемся эмбрионе, а затем их быстрое размножение в первой личиночной фазе, в ортонауплиусе хозяина, на которой ее развитие и останавливается, несмотря на известную жизненную активность. Гибель личинок наблюдается по истечении нескольких дней, часто значительно позднее, чем незараженные личинки переходят в следующие фазы развития. Так протекает паразитическое звено цикла развития *Dinema rotundum* Mich. У многих видов гибель хозяина наблюдается только в фазе метанауплиуса 1 или 2. Так обстоит дело у *Parastasiella naupliorum* Mich., *Anisonema naupliorum* Mich., у *Dinema italicum* Mich. и 9 видов этого же рода, у *Mononema perpendiculare* Mich., у *Paradinemula moraviensis* Mich., *Naupliicola fennicus* Mich., и у 14 других видов этого же рода. Таким образом, это явление весьма распространено у представителей различных родов и семейств *Euglenoidina parasitica*. У многочисленных видов паразитирование затягивается до фазы метанауплиуса 3—5. Это — *Dinema trakayense* Mich. и 2 другие вида этого же рода, *Naupliicola fusiformis* Mich. и 9 видов этого же рода, *Embryocola ocelli* Mich. и *E. sulcatus* Mich. (Michajlow, 1969a).

Гибель копеподитов хозяев вызывают следующие виды *Euglenoidina*: *Dinema semiparasiticum* Mich., *Paradinemula ocelli* Mich., *Naupliicola copepoditis* Mich. и другие 5 видов этого рода, а также *Embryocola ovatus* Mich. Существование таких видов, которые обычно приводят к гибели копеподитов, но в некоторых случаях губят уже половозрелые особи хозяина, указывает, возможно, на определенную эволюцию паразитизма в этом направлении. Это явление наблюдается у *Dinema unispicatum* Mich. и *Naupliicola danubii* Mich. Поскольку в этих случаях хозяевами служат опять одни и те же виды *Copepoda*, причиной изменчивости в пределах системы является, вероятно, изменчивость популяции паразитов.

Иначе обстоит дело, если развитие протекает неодинаково в различных хозяевах. Тогда мы имеем дело с явлением, названным нами онтогенетической специфичностью систем «паразит—хозяин». Такая специфичность наблюдается у *Dinema metabolicum* Mich., где паразитирование заканчивается в копеподитах *Mesocyclops leuckarti* (Claus), но затягивается до половозрелой фазы, если хозяином является *Eucyclops serrulatus* Fischer. Еще ярче эта специфичность выражается в случае *Naupliicola lituanicus* Mich., который покидает 3—5 метанауплиусы *Cyclops vicinus* Ulj., но паразитирует до половозрелой фазы в *Acanthocyclops vernalis* (Fischer).

Euglenoidina паразитируют в половозрелых *Copepoda*, приводя их к гибели уже после их размножения. Это — *Dinema cyclopis* Mich., *Naupliicola cyclopis* Mich., *N. cystifactum* Mich.; вероятно, такой тип паразитирования можно считать наиболее совершенным. Сущность его состоит не только в том, что создается известное равновесие между численностью популяций паразитов и хозяев, не лишенных возможности размножаться. Вероятно, здесь выявляются механизмы естественного отбора, которые во всех других случаях действуют отдельно на паразитов и на их хозяев, а в этом случае действуют также на системы «паразит—хозяин» как на некое биологическое целое, подлежащее специфической эволюции. Возможно, что естественный отбор действует на системы «паразит—хозяин», которые являются составной частью общей популяции хозяина и приводит к некоторой стаби-

лизации и известному равновесию в пределах этих систем. Можно думать, что возможно рассматривать эти явления в категориях синэкологии и даже исследовать их экспериментально.

Л и т е р а т у р а

- М и х а й л о в В. К. 1969. О специфичности жгутиконосцев *Euglenoidina* паразитов Copepoda к их хозяевам — паразитам. Паразитол. сб., 24 : 178.
- M i c h a j l o w W. 1967. Morphological Adaptations of *Euglenoidina* — Parasites of Copepoda — to Exploitation and Abandonment of the Hosts. Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 16 : 649.
- M i c h a j l o w W. 1968. *Euglenoidina* (Flagellata) — parasites of Cyclopidae (Copepoda). Acta Protozoologica, 5 : 181.
- M i c h a j l o w W. 1968a. Biological Homologies in *Euglenoidina*, Parasites of Copepods. Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 16 : 245.
- M i c h a j l o w W. 1970. *Dinema mazuriense* sp. n. (*Euglenoidina*) — Parasite of Copepoda from Mazurian Lakes (Poland). Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 18 : 289.
- M i c h a j l o w W. 1970a. *Dinema semiparasiticum* sp. n. (*Euglenoidina*) Parasite of Copepoda from Water Bodies of the Environs of Vilnius (Lithuanian SSR). Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 18 : 229.
- M i c h a j l o w W. 1970b. *Naupliicola lituanicus* sp. n. (*Euglenoidina*, Embryocolidae) — a parasite of Copepoda in Some Water Bodies of the Lithuanian SSR, Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 18 : 37.
- M i c h a j l o w W. 1969a. *Embryocola sulcatus* sp. n. (*Euglenoidina*) — Parasite of Some Copepoda from the Strengel Lake (Poland). Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 17 : 413.

FORMATION AND EVOLUTION OF PARASITISM AMONG EUGLENOIDINA (FLAGELLATA), PARASITES OF COPEPODA

W. K. Michajlov

S U M M A R Y

The paper concerns stages of adaptation to parasitism in *Euglenoidina*, parasites of *Copepoda*. Parasites penetrating the host's egg at the initial phase of the parasitic link of the cycle are mainly considered. Phenomena of temporarily obligate parasitism as an intermediate link to stable obligate parasitism are also noted. Ontogenetic specificity of parasites is discussed. The presence of parasites that does not cause the death of hosts' larvae and proceeds after their reproduction is regarded as a completion of a certain stage in the evolution from zoophagy to parasitism.
